

ZÁRÓJELENTÉS

„A napsugárzás látható és UV komponenseinek hatása hungarikum szőlőfajták flavonoid alapú adaptációs válaszaira molekuláris és génexpressziós szinten.”

című OTKA-K101430 pályázathoz.

A víz és a tápanyagok mellett a fény is nélkülözhetetlen forrása a növények fejlődésének. A látható tartomány mellett a növények képesek érzékelni és hasznosítani az ultraibolya (UV-) fényt is. Az UV-sugárzást még egy évtizeddel ezelőtt is mint lehetséges károsító környezeti tényezőként tartották számon. A közelmúlt tudományos eredményei azonban ártították a növények UV-fényre adott válaszaival kapcsolatos ismereteinket. Az UV-B sugárzás hatásainak kutatását eredetileg az hívta életre, hogy a múlt század hetvenes éveinek végétől megfigyelték a magas légköri ózonréteg vékonyodását és a földfelszíni UV-B intenzitásának ebből származó erősödését. Napjainkra elfogadottá vált, hogy a természetes napfényben található UV-B sugárzás egymagában nem károsítja a növényeket, hanem fejlődésük egyik fontos, szabályozó tényezője. Az elmúlt évtizedben kulcsfontosságú kutatási eredmény volt az a felismerés, hogy az UV-B okozta károsodás ritka esemény a természetben, az ultraibolya sugárzás sokkal inkább a növény növekedésének, morfológiájának, biokémiájának (különösen az antioxidánsok, másodlagos metabolitok szintjének) szabályozója és a stressztoleranciát is befolyásolja (Jansen et al., 2008; Ballaré et al., 2011).

Kutatásunk célja, hogy további ismereteket nyújtson a szőlőnek a napfény látható és UV komponenseire adott akklimációs reakcióiról, valamint arról, hogy hogyan befolyásolja ezeket az adaptív válaszokat a genetikai háttér. Az általunk választott kísérleti rendszer a szőlő két konkulta fajtacsoportja (fehér, változó, piros Gohér és Furmint), valamint összehasonlításként egy fehér (Olaszrizling) és egy kék (Pinot Noir) fajta volt. Különböző fényviszonyok között (teljes napfény, félárnyék, UV+, UV-) megvizsgáltuk a levelek morfológiai és élettani akklimációját, a fotoszintetikus hatékonyság és antioxidáns kapacitás változását. Megmértük az akklimatizációs reakciók háttérében álló fenolos vegyületek koncentrációját és lokalizációját a levelekben és bogyókban, illetve a bioszintézisükért felelős gének aktivitását. Ezekhez a feladatokhoz a kutatási programunk első éveiben számos módszerfejlesztést végeztünk.

Módszerfejlesztési munkák

1. Négy különböző, az irodalomban ismert **fenolos vegyület meghatározó spektrofotometriás módszert** módosítottunk szőlő levélkivonatok vizsgálataihoz. Mivel ezek vagy általános, teljes fenol tartalmat, vagy egyes fenolos vegyületcsaládokat mérnek, fontos volt megvizsgálni, hogy ezek eredményei milyen mértékben fednek át, vagyis az egyes vegyületcsoportok, pl. a flavonok és flavonolok mérésére általánosan alkalmazott módszer eredményeit mennyiben befolyásolja pl. a flavononok jelenléte. Külön foglalkoztunk az irodalomban „UV abszorbeáló pigmentek” néven ismert, pontos összetevőiben nem azonosított, de fenolos vegyületeket nagyban tartalmazó vegyületcsoporttal. Megállapítottuk, az egyes flavonoid csoportok jellegzetes képviselőinek hozzájárulását ehhez a jellemzőhöz. A fenti, tiszta hatóanyagokkal végzett előkészítő kísérletek eredményeit konferencián és folyóiratban is publikáltuk (Csepregi és mtsai. 2013). Valamennyi fotometriás assay esetében megvizsgáltuk, mennyiben engedi a bennük alkalmazott indikátor vegyület abszorpciós spektruma az abszorpciós maximumtól történő eltérést és ennek alapján nagy mintaszámú mérést lehetővé tevő plate-reader eljárásokká adaptáltuk a módszereket.

2. A szőlőlevelek napfény adaptációjában nagy szerepe van a **szinglett oxigén** okozta potenciális károsodás megelőzésének illetve kivédésének. Ezzel kapcsolatban a szinglett oxigén lehetséges növényi stresszélettani szerepéről egy összefoglaló munkát jelentettünk

meg (Fischer és mtsai. 2013), továbbá szőlőlevél kivonatokra adaptáltuk saját, specifikus szinglett oxigén antioxidáns kapacitás mérésére korábban kidolgozott eljárásunkat. A teljes antioxidáns kapacitás mérések kiegészítésére specifikus, **ROS antioxidáns kapacitások** elemzését is terveztük, ehhez azonban a szőlőlevelek speciális volta (magas polifenol tartalom, instabilabb fehérje komponensek a kivonatban) miatt a korábban más növényeken sikerrel alkalmazott módszerek módosítására volt szükség, amit a második és harmadik projekt év folyamán elvégeztünk (Csepregi és mtsai., 2016).

3. Mivel az irodalomban leírt, a polifenol bioszintézisben résztvevő, illetve azok expresszióját szabályozó génekre tervezett primereket nem a Gohér, illetve Furmint genom alapján tervezték, az RT-qPCR vizsgálatok előtt fontosnak tartottuk a primerek tesztelését ezekre a genotípusokra. Emellett a szőlőlevélből történő **RNS kivonás** nem egy egyszerű, rutin feladat, ezért ennek adaptálását a mi laboratóriumi körülményeinkhez is elvégeztük (Szalontai és mtsai, 2012). A megfelelő minőségű érzékenységgű RNS kivonási módszert teszteltük vírusok nagyméretű RNS-én is (Csikászné Krizsics és mtsai., 2014.).

4. A vizsgált konkulta fajták bogyóhéjának színeződése közötti különbségek a legszembetűnőbb elválasztó bélyegek. Ezért fontos a **bogyók színanyagainak jellemzése**. Erre a hagyományos, bogyóhéj kivonat analízis mellett újabb módszereket is kerestünk. Elsősorban olyan módszerekre koncentráltunk, melyek az oldószeres feltárásnál kevésbé időigényesek illetve nagyobb mennyiségű minta együttes vizsgálatát is lehetővé teszik. Kétféle optikai spektroszkópiai eljárást alkalmaztunk:

(1) A kivonatkészítés során az abszorbeáló pigmentek kémiai szerkezete megváltozhat, pl. a glükozilált molekulák aglikonokká hasadhatnak, ami az irodalomban részben már dokumentált módon megváltoztatja a spektroszkópiai tulajdonságaikat is. Ezért ezekben a kísérletekben megkíséreltük a szőlőbogyókról eltávolított héjak abszorpciós tulajdonságait további módosítás nélkül meghatározni. Ez a módszer mennyiségi elemzést csak kevésbé tesz lehetővé, mivel az abszorpción kívül a minták fényszórása is módosíthatja az eredményeket azonban azt tapasztaltuk, hogy az eljárás kiválóan alkalmas egyes jellegzetes abszorpciós maximumú komponensek (pl. klorofill, antociánok) jelenlétének azonosítására.

(2) A bogyóhéj felszíni pigmentjei nemcsak abszorpciójukkal, hanem szín paraméterekkel is jól jellemezhetőek. Ezt digitális képanalízissel követhetjük, egy a levelek klorofill tartalmának vizsgálatára korábban már sikerrel alkalmazott eljárás valamennyi színre, pl. az antociánok vörös és a karotinoidok sárgás színeire történő kiterjesztésével (Végh és mtsai. 2016.).

Eredmények

1. A Furmint és Gohér fajták napfényhez való alkalmazkodása levélszöveti és fitokémiai szempontból

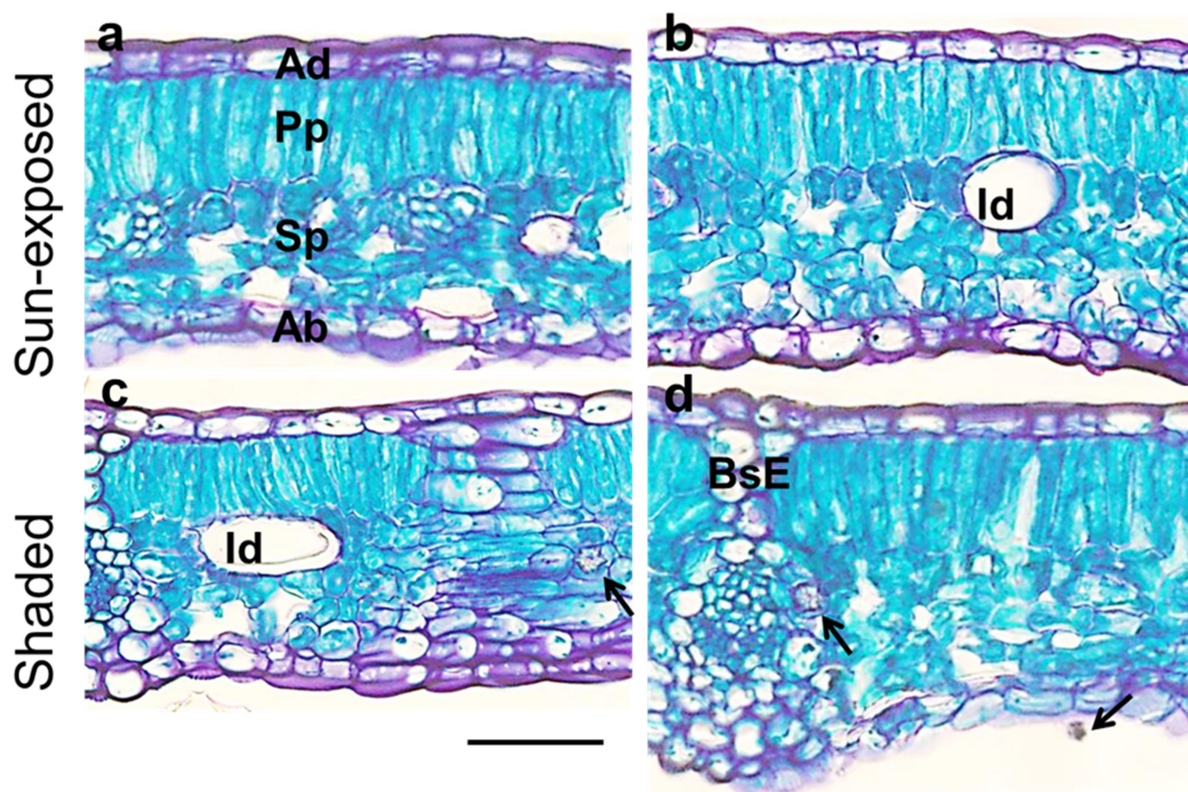
Az általunk vizsgált Furmint és Gohér konkultába tartozó szőlőfajták leveleinek napfényhez való alkalmazkodását figyeltük meg anatómiai és másodlagos anyagcsere-termékek szintjén. A teljes sugárzásnak kitett leveleket a szőlőtőke keleti oldaláról gyűjtöttük, ahol az észak-déli sorvezetésnek megfelelően a délelőtti folyamán folyamatos, teljes intenzitású napfény érvényesült ($1800-2000 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Az árnyékos leveleket a lombfal belsejéből szedtük, ahol a sugárzást a többrétegű lombzat jelentősen csökkentette ($300-500 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Levélszöveti vizsgálatok:

A levelek keresztmetszetben a szőlőlevél általános szerkezetét mutatták felépítésükben és arányaikban: az egyrétegű adaxiális epidermisz alatt található az egyrétegű paliszád parenchima, majd az 5-6 sejtrétegből álló szivacsos parenchima, végül az egyrétegű abaxiális epidermisz. A levelek jellegzetes kristályzárványai a rafidok és drúzák, amelyek elsősorban a

paliszád és szivacsos réteg határánál, illetve a levélerek közelében figyelhetők meg. Feltételezett szerepük a fényszórás és annak mélyebb rétegekbe juttatása a levélszövetben. A szőlőlevelek másik jellegzetessége az erek parenchimatikus nyalábhüvelyének kiterjedése a színi és fonáki oldal felé (heterobárikus levél), amelynek szintén a levélbe jutó fény mennyiség optimalizálásában van szerepe.

A levélminták középső régiójából készített metszetek alapján a levélszövet rétegeinek vastagságában találtunk különbséget a Fehér Furmint levelei esetén. A szövetrétegek közül az oszlopos parenchima 17%-kal vastagodott teljes napkitettségnél az árnyékosakhoz viszonyítva, míg a Piros Furmint levelei nem változtak a mért paraméterekben. A két fajta levélvastagságát tekintve a Piros Furmint árnyékos levelei vastagabbak a Fehér Furminténál, míg a két fajta napos levelei hasonló vastagságúak (1. ábra). A Gohér fajták esetén a félárnyékos levéllemezek átlagosan 20%-kal vékonyabbak voltak, mint a napos levéllemezek. A mezofillum, elsősorban az oszlopos parenchima sejtjeinek megnyúlása járult hozzá a levéllemez vastagságbeli növekedéséhez teljes napkitetés esetén.

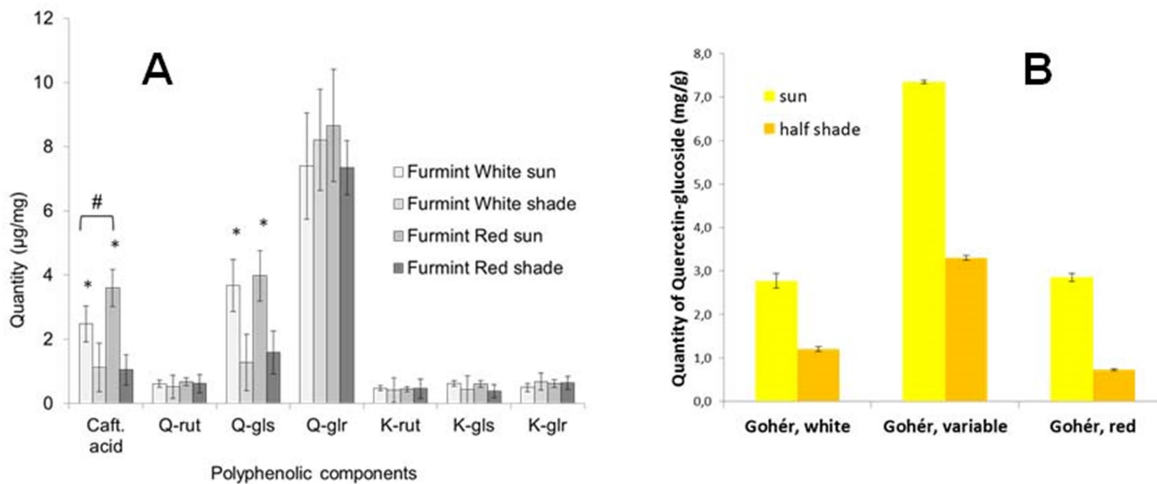


1. ábra. A szőlőlevél keresztmetszeti képe. Napfény akklimatizált Fehér Furmint(a) és Piros Furmint (b), valamint a félárnyékos levelek Fehér (c) és Piros (d) Furmint esetében. Ad – adaxial epidermis, Pp – palisade parenchyma, Sp – spongy parenchyma, Ab – abaxial epidermis, Id –idioblast, BsE – bundle sheat extension. Arrows indicate crystal druses. (Scale bar: 70 μ m)

A levélnyel és elsőrendű főér szerkezete a két fajtacsoport között mutatott különbséget: a levélnyel keresztmetszeti területe a Gohér fajták esetén szignifikánsan nagyobb, mint a Furmint fajtáké, ennek megfelelően a szállítónyalábok száma a Furmint fajtáknál 15-20, míg a Gohérok esetén 25-30. A nyalábok elhelyezkedése a Furmintoknál behajló, a Gohéroknál gyűrű. Az elsőrendű ér-régió mérete szintén a Gohér fajtáknál nagyobb, nyalábszámuk 6-8, a Furmintok esetén 4.

Fitokémiai vizsgálatok:

A szőlőlevelek polifenolos főkomponenseinek feltérképezésére első lépésben vékonyréteg-kromatográfiás vizsgálatokat végeztünk. Mindkét fajtacsoportban quercetin (Q)- és kempferol (K)-származékokat találtunk, valamint a fenolsavak közül a kaftársavat nagy mennyiségben. Nagyfelbontású-folyadékromatográfiával (HPLC) a főkomponensek pontos azonosítása és mennyiségi meghatározása történt. Legnagyobb mennyiségben a Q-glükuronsav található a levelekben, amely azonban nem reagált szignifikánsan a napkitettségre. A kaftársav és Q-glükozid szerepe a napfényhez való alkalmazkodásban egyértelmű, amennyiben mennyiségük több, mint 50%-kal nőtt a napos levelekben (2. ábra A). A kaftársav esetén a Piros Furmintban a növekedés szignifikánsan nagyobb volt, mint a Fehér Furmintban. A többi komponens, amelyek viszonylag kis mennyiségben jelentek meg – Q-rutinozid, K-glükozid, K-glükuronid, K-rutinozid – nem mutattak mennyiségi változást a kitettség függvényében. Kapott eredményeink alapján elmondható, hogy a napfénykitettséghez mindkét fajta fitokémiai szinten reagált, amennyiben bizonyos polifenolok mennyisége szignifikánsan emelkedett napkitettség hatására, amit a Furmint Fehér anatómiai plaszticitással egészített ki, a Furmint Piros pedig jelentősebb mennyiségű kaftársav termeléssel.



2. ábra. A) a polifenol főkomponensek azonosítása Fehér és Piros Furmint napfényes és félárnyékos leveleiben. B) Q-glükozid szerepe a napfényhez való alkalmazkodásban a Gohér konkulták leveleiben.

A Gohér fajtacsoporton belül szintén különbség adódott a napfényválaszban. Teljes napfényre a Piros Gohér reagált legintenzívebben, azaz ennél a fajtánál emelkedett meg leginkább a megfigyelt polifenolok mennyisége, míg legkevésbé a Fehér Gohérnál (2. ábra B). Ezeket az eredményeket egyértelműen alátámasztják spektrofotometriás méréseink, amelyek esetén mennyiségi méréseket végeztünk különböző polifenolos anyagcsoportok (teljes flavonoid, teljes flavanol tartalom) körében.

A spektrofotometriás méréseket antioxidáns-kapacitást mérő módszerrel is kiegészítettük (Folin-módszer, TEAC – Trolox ekvivalens antioxidáns kapacitás és FRAP – vasredukáló képesség), további paraméterekkel gazdagítva megfigyeléseinket. A kapott eredmények egymással jól korrelálnak, alátámasztva a polifenolok, mint antioxidánsok fontos szerepét a növények életében. 2012-ből származó levél minták AOX értékeit összehasonlítva azt találtuk, hogy augusztus elején vett mintáink szignifikánsan különböznek egymástól, míg augusztus végén vett mintáink esetében már nem. 2013-ban és 2014-ben már több mintát tudtunk begyűjteni, így több adatunk is volt. A két évet összehasonlítva egymással azt

tapasztaltuk, hogy a Piros Gohérok között nem volt szignifikáns változás, míg a többi változatnál látható volt az évjárat hatása, 2014-ben magasabb AOX értékeket mértünk.

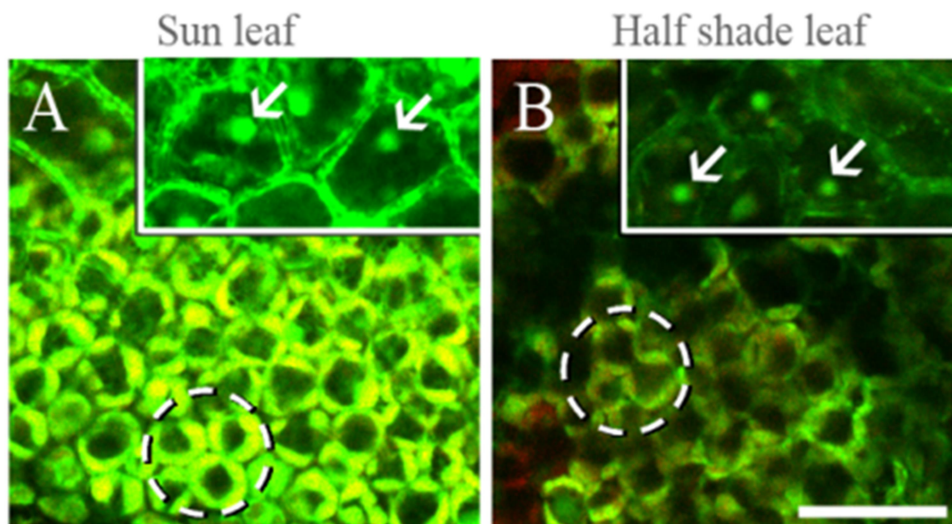
Ezekből az évekből több különböző időpontban is vettünk mintákat, melyeket szintén összehasonlítottunk egymással és azt az eredményt kaptuk, hogy 2014-ben vett mintáink jelentős része mutat szignifikáns különbséget. Mégpedig oly módon, hogy a középső időpontban (07.15) vett mintáink mutatják a legnagyobb AOX tartalmakat. Ugyanakkor a 2013-ban vett mintáinknál a különböző színváltozatok között találtunk szignifikáns különbségeket, a Piros Gohér mutatta a legmagasabb AOX értéket.

Az találtuk, hogy a quercetin származékok nagyon jó kapcsolatot mutatnak az AOX vizsgálatok eredményeivel, a TEAC-ot leszámítva. A kaempferol származékok nem mutattak kapcsolatot a AOX eredményekkel, vélhetően relatíve nagyon alacsony mennyiségükből kifolyólag. A caftaric acid azonban mindegyik AOX módszer eredményeivel nagyon jó kapcsolatot mutatott.

Polifenolok mikrolokalizációja a levélszövetben:

Az akklimációban szerepet játszó polifenolok sejt- és szövetszintű eloszlását kézi metszeteken figyeltük meg mikroszkóp segítségével. Első lépésként epifluorszcens mikroszkóp alatt vizsgáltuk a Naturstoff-reagenssel kezelt mintákat. A flavonoidok fluoreszcenciájának intenzitáskülönbsége egyértelműen látható volt a napos és árnyékos levelek között minden fajta esetén. A módszer sejt-, illetve szövetszintű lokalizációt nem tett lehetővé. CLSM (konfokális lézer szkennig mikroszkóp) készüléssel láthatóvá vált, hogy napsütés hatására a levél adaxiális epidermiszében és oszlopos parenchimájában történt flavonoid felhalmozódás, a sejtek citoplazmája, illetve a sejtmagvak és kloroplasztiszok is jelentősen megnövekedett flavonoid fluoreszcenciát mutattak a napos levelekben (3. ábra).

A fenti eredményeket két cikkben publikáltuk (Kocsis et al., 2015, 2017).



3. ábra. Laser scanning confocal mikroszkópos felvétel a napfénynek kitett (A) és a félárnyékos (B) Változó Gohér levelekről az NS-conjugált flavonoid (zöld) és klorofill (vörös) fluoreszcencia összesített képe. Inszert: epidermisz sejtek, a nyilak a sejtmagot jelölik. (Scale bar 30 μm).

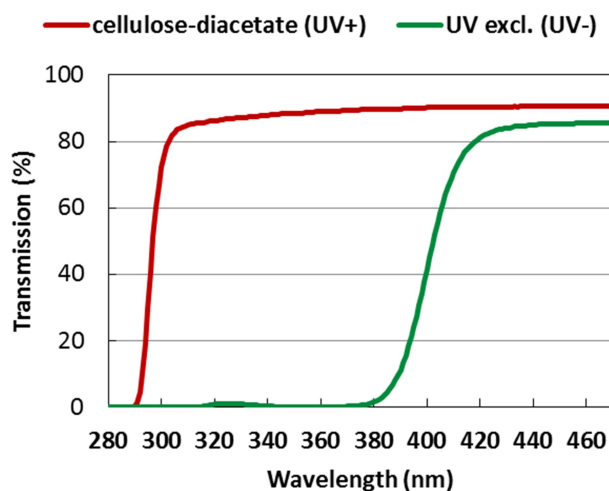
2. Az UV fény szabályozó szerepe a szőlő napfény válaszaiban

A pályázatban azt is célul tűztük ki, hogy megvizsgáljuk a napfény UV-A és UV-B komponensének szerepét a fentebb leírt napfény akklimációs válaszokban. Ezért különböző UV- kizárás kísérleteket állítottunk össze.

Ennek egyik lehetősége, ha kihasználjuk azt a jelenséget, hogy a különböző földrajzi szélességeken eltérő mennyiségű UV sugárzás éri a földfelszínt, így az ott növény szőlőt is. Az „UV4growth” kutatónálhoz csatlakozva részt vehettünk egy Európát átfogó vizsgálatban. Ebben az esetben a kísérleti alanyunk a minden csatlakozó helyszínen egyaránt termesztett Pinot Noir volt. Vizsgáltuk 12 helyszínről begyűjtött levelek és bogyók polifenol tartalmát, antioxidáns kapacitását a különböző szélességi pozíciókban (36,69 – 49,99 °É) termelt szőlőben. Azt találtuk, hogy a levelek és a bogyóhéj polifenol tartalma, különösen a flavanonolok és flavonolok szintje, valamint az antioxidációs kapacitások erős korrelációt mutattak az UV sugárzás szintjével (Del-Castillo-Alonso és mtsai, 2016, Castagna és mtsai, kézirat beküldve).

A napfény UV komponensét kizáró szűrőfólia alkalmazása szabadföldi kísérletekben

A napfény UV komponensét kizáró szűrőfólia alkalmazásával tervezett szabadföldi kísérleteket 2013-ban kezdtük el. Számos teszt után két fólia típust választottunk, az egyik az UV-A és UV-B sugárzást is kizárja (UV-), a másik (ezt kontrolnak használtuk a fóliahatás modellezésére) mindkettőt átengedi (UV+) (4. ábra).



4. ábra. Az alkalmazott szűrőfóliák elnyelési spektruma.

Három különböző kísérleti elrendezést próbáltunk ki. Először a levelekre közvetlenül rögzítettük a különböző UV-szűrő képességű fóliákat (5. ábra A). Sajnos 2014-nek a rendkívül csapadékos időjárása megmutatta ennek az elrendezésnek a hátrányait, így új megoldásokat kerestünk. A rendelkezésre álló tenyészedenyes Olaszrizling szőlők fölé vasállványra rögzített fóliatakarást szerkesztettünk (5. ábra B), ami alá bevezettük a vesszőket. 2015-ben az eddigi fóliás kísérletek tapasztalatai alapján az időközben kialakított fiatal (kétéves) tenyészedenyes Gohér növényeket (Fehér, Piros és Változó) a teljes vegetációs periódusuk alatt (3 hónapos időszakban) tartottuk támfal előtt kialakított teljesen körülfóliázott helyen (5. ábra C).



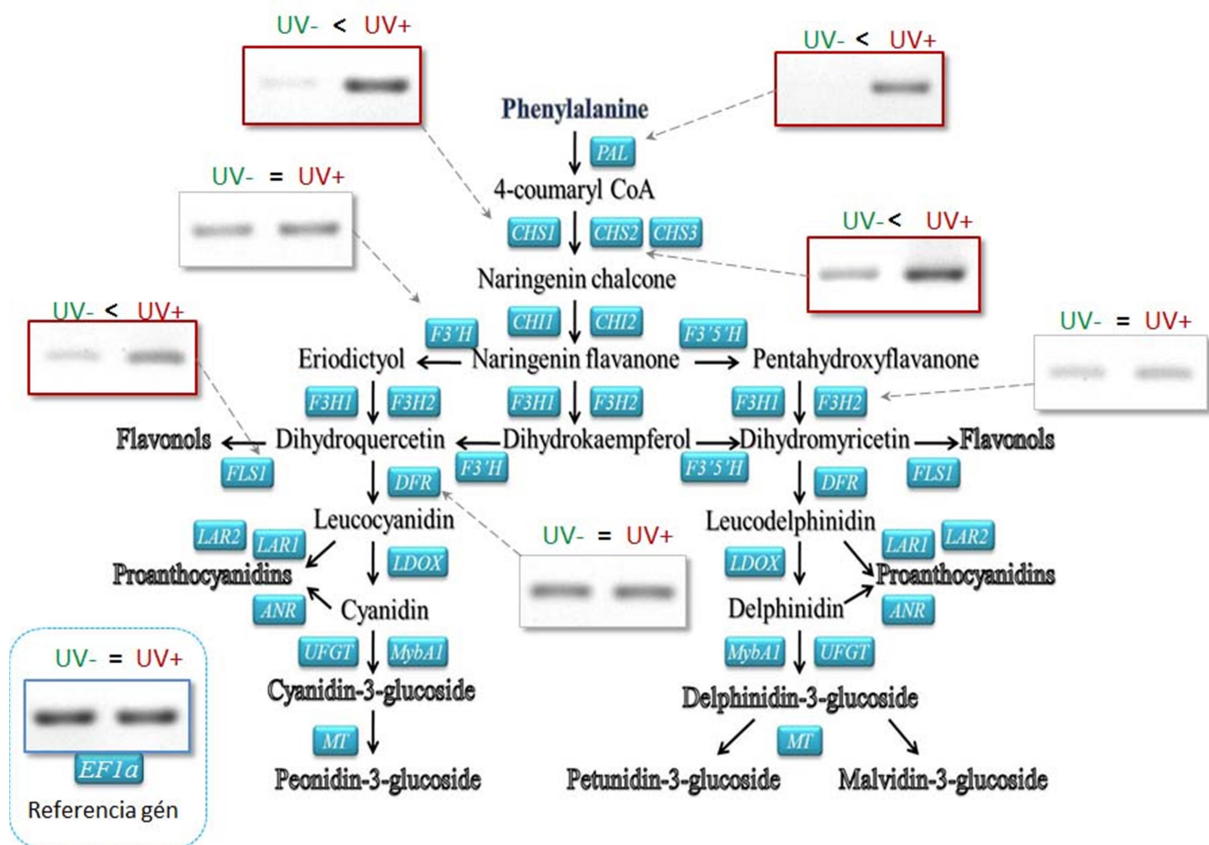
5. ábra. A szűrőfóliák kísérleti elrendezése. A) közvetlenül a levél felszínére, B) tenyészedenyes növények vesszőinek vízszintes lehajtása a fóliázott keret alá, C) földbe süllyesztett tenyészedenyes növények takarása északi fal előtt.

Az Olaszrizling fajta UV kizáró illetve kontroll (UV áteresztő) fólia alatt nevelt, teljes fejlődésük alatt az előbbieket szerint kontrollált fényviszonyok között növekedett levelek több paraméterét tudtuk így összehasonlítani. Azt találtuk, hogy UV hiányában a CO₂ felvétele alacsonyabb volt, ami egybeesett a sztóma zártabb állapotával (csökkent konduktancia).

A II. fotorendszer fotokémiai hozama alacsony (110 PAR) fény értéken nem mutatott szignifikáns különbséget. Ugyanakkor magasabb (normál, 925 PAR) értéknél az UV kitettség magasabb hozamot biztosított. UV hiányában ugyanakkor a szabályozott nem-fotokémiai elnyelés (Y(NPQ)) magasabb volt, míg a nem szabályozott (Y(NO)) alacsonyabb az UV-hez alkalmazkodott levelekhez képest.

A fentiek mellett UV akklimáció hiányában az Olaszrizling levelei alacsonyabb flavonoid és klorofill indexet (Dualex) mutattak mind az adaxiális, mind az abaxiális felületükön, amihez alacsonyabb antioxidáns kapacitás, ugyanakkor magasabb H₂O₂ koncentráció társult.

Az ezeket előidéző molekuláris szabályozó mechanizmusok vizsgálata azt mutatta, hogy az UV főleg a polifenol bioszintézis korai génjeinek szabályozására hat. Génexpressziós vizsgálatainkban ugyanis azt találtuk, hogy a flavonoid bioszintézis útvonal korai génje UV hiányában alacsonyabb aktivitást mutatnak (6. ábra).

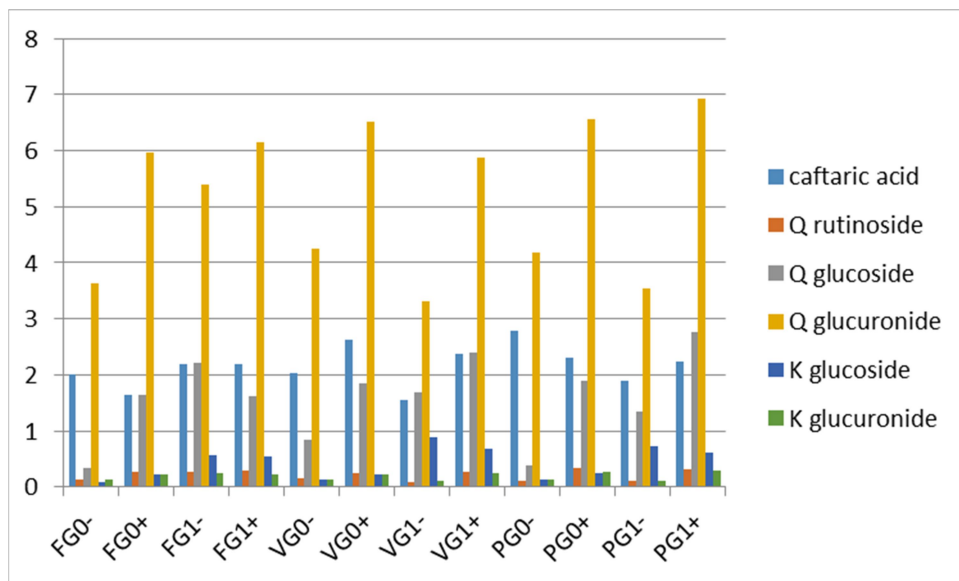
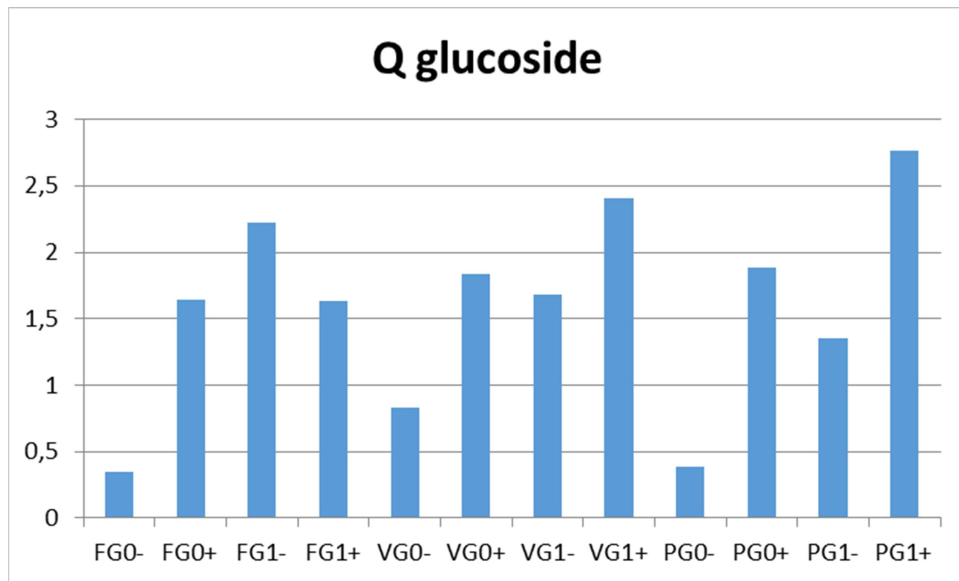


6. ábra. A polifenol bioszintézis génjeinek expressziója az UV fény kizárása (UV-) illetve jelenléte (UV+) esetében az Olaszrizling levelében.

Ezeket a megfigyeléseket tudtuk kiterjeszteni 2015-ben és 2016-ban a Gohér konkultákra. A teljes UV kizárást sikerült megoldani a kísérleti elrendezéssel. Így a teljes vegetációs periódus alatt UV nélkül fejlődő növényeket tudtuk összehasonlítani a normál fényviszonyok között fejlődőekkel. A vártak megfelelően az UV hiányában a levelek kisebb mennyiségben tartalmaztak flavonoidokat és antioxidáns kapacitásuk is alacsonyabb volt. Két héttel a főlíák eltávolítása után az addig UV-nek nem kitett levelekben szignifikánsan megnőtt a flavonoid index, míg az UV-nek addig is kitett levelek nem változtak jelentősen. Bár a klorofill tartalom az UV hatására csökkent, a fotoszintézisbeli különbségek alapvetően a fajták közti különbségek miatt voltak, a +/- UV általában nem volt szignifikáns. A fajták közti különbség elsősorban a Változó Gohér alacsonyabb fotoszintézis hozamában mutatkozik meg (pl. 800 PAR-on mérve csak 30%-a a VG yield a másik kettőhöz képest), és ez magasabb fotokémiai kioltással jár együtt.

A polifenolok részletes vizsgálata feltárta, hogy a három fajtaváltozatban a polifenolok szintézise eltérően reagált az UV kizárására, ugyanakkor finomította a napfény kitettségi megállapításainkat. Legnagyobb mennyiségben most is a Q-glükuronsav található a levelekben, amely azonban szignifikánsan reagált az UV kitettségére, melynek hatására mintegy 50%-kal magasabb a szintje. Ugyanakkor a kaftársav mennyisége nem mutatott szignifikáns változást. A Q-glükozid szerepe az UV-hez való alkalmazkodásban a legegységértelműbb, amennyiben mennyisége háromszorosa az UV-nek kitett levelekben az UV-től elzártakhoz képest (7. ábra). A Változó Gohérban mintegy kétszer annyi szintetizálódik UV hiányában, mint a másik két változatban. UV jelenlétében ez a különbség eltűnik. Az UV kitettség hatására azonban a leggyorsabban a Fehér Gohérban áll be a szintje. A többi komponens, amelyek viszonylag kis mennyiségben jelentek meg – Q-rutinozid, K-glükozid,

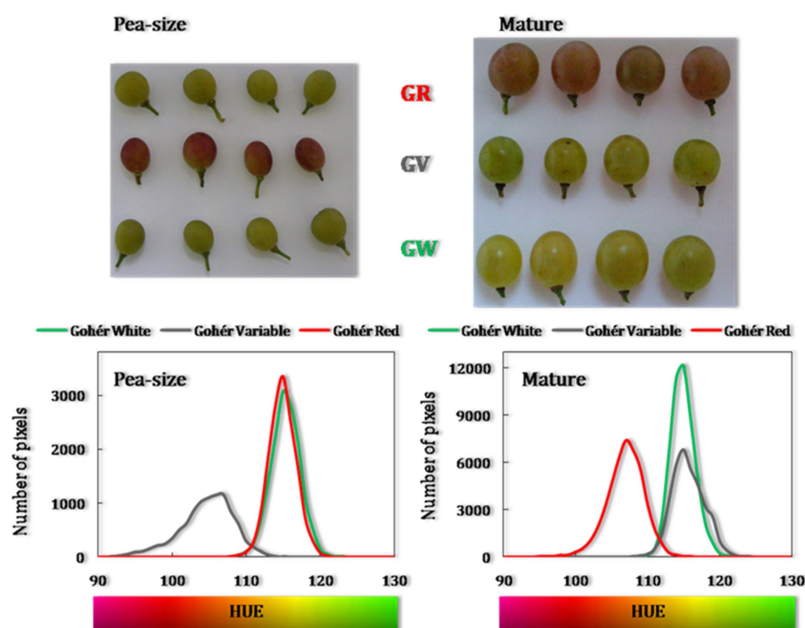
K-glükuronid, K-rutinozid – szintén mutattak mennyiségi változást a kitétség függvényében, és mindegyik esetében a Fehér Gohér reagált a leggyorsabban az UV kitétség változására (7. ábra).



7. ábra. A polifenolok mennyiségi változása a Gohér konkulták levelében UV hatására. FG: Fehér Gohér; VG: Változó Gohér; PG: Piros Gohér; 0-: UV kizáró fólia alatt; 0+: UV átteresztő fólia alatt; 1-: 12 nappal az UV kizáró fólia eltávolítása után; 1+: 12 nappal az UV átteresztő fólia eltávolítása után;

3. A bogyóhéj antocianin tartalmának szabályozása a konkultákban

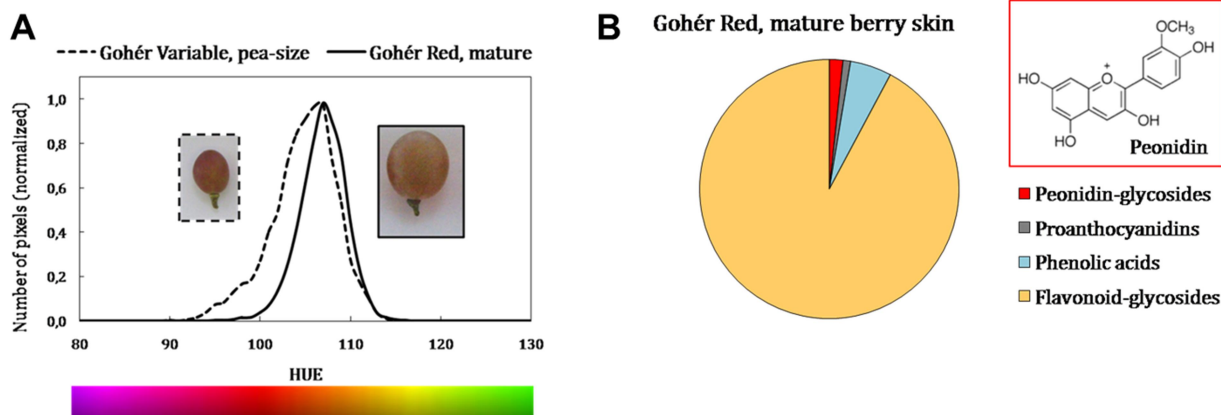
A flavonoid vegyületek bioszintézisének egyik végső ága az antocianinek képzése, amelyek a szőlő bogyó színének legfőbb determinánsai. A bogyószín egy fontos minőségi jellemzője a szőlőnek és a borokat is meghatározza. A vörösbort adó fajták jelentős mennyiségű antocianint halmoznak fel az érés során a jellemzően kék vagy fekete színű héjban, míg a fehérbort adó fajtákban nem képződnek antocianinek. Az általunk vizsgált konkulták esetében eltérő a bogyóhéj színe, így megnéztük, hogy ez a polifenol bioszintézisüket hogyan befolyásolja. A bogyószínt egy a 2. kromoszómán található génklaszter két tagja, a *VvMybA1* és *VvMybA2* határozzák meg az UFGT (UDP-glucose:flavonoid 3-O-glucosyltransferase) gén expressziójának szabályozásán keresztül. A fehér fajtákban mindkét transzkripciós faktor funkcióvesztett, míg a színes szőlőkben legalább az egyik aktív maradt. A szőlő domesztikációja során a *MybA1* és *MybA2* gének polimorfizmusa, aktivitásának változása határozta meg a bogyóhéj színét (Azuma és mtsai 2007., Walker és mtsai 2007.). Kerekes és mtsai (2015) időközben leírták, hogy a Furmint konkulták esetében a Piros Furmintban a *MybA1* egyik allélja revertált, míg a Gohérok esetében a Piros Gohérban a *MybA2*-nek található egy funkcionális allélja. Ugyanakkor egyik esetben sem találunk kék színt csak erősebb (Piros Furmint) vagy gyengébb (Piros Gohér) piros színt (8. ábra).



8. ábra. A Gohér konkulták bogyószíne zsendülés előtt és után.

A HUE színanalízis egyértelműen megmutatta, hogy a változó konkulták zsendülés előtti színét nem antocianin, hanem valamilyen más vegyület (valószínűleg karotinoid) adja (9. ábra A). Ugyanakkor a zsendüléskor meginduló színfejlődés háttérében antocianin, méghozzá egyedülként a peonidin-glükozid áll (9. ábra B). Vajon miért nem szintetizálódik a többi antocianin, pl. a Pinot Noir-hoz hasonlóan a malvidin-glükozid a Piros Gohér bogyóhéjban, amikor az UFGT gén aktivitása (10. ábra) egyértelműen kimutatható?

Kiderült, hogy a Gohér fajtákban a hármas szubsztitúciójú antocianidinek bioszintéziséhez szükséges F3'5'H (Flavonoid 3', 5'-hydroxylase) gének kikapcsolnak zsendüléskor (10. ábra). Így csak a kettős szubsztitúciójú peonidin szintézise biztosított az F3'H (Flavonoid 3'-hydroxylase) gén aktivitása által (10. ábra).



9. ábra. A) A Változó Gohér bogyójának zsendülés előtti piros színét nem antocianin adja. B) Az érett Piros Gohér bogyó héjában peonidin-glükozid az egyetlen antocianin.



10. ábra. Génexpressziós változások a Gohér konkulták bogyóhéjában. Az UFGT (UDP-glucose:flavonoid 3-O-glucosyltransferase) expressziója csak az érő Piros Gohérban (PG) detektálható, bár gyengébb, mint a kontrol Pinot Noirban (PN). Zöld szín a zöldborsó, a piros az érő bogyóhéjat jelzi. FG: Fehér Gohér; VG: Változó Gohér; F3'H: Flavonoid 3'-hydroxylase; F3'5'H: Flavonoid 3', 5'-hydroxylase.

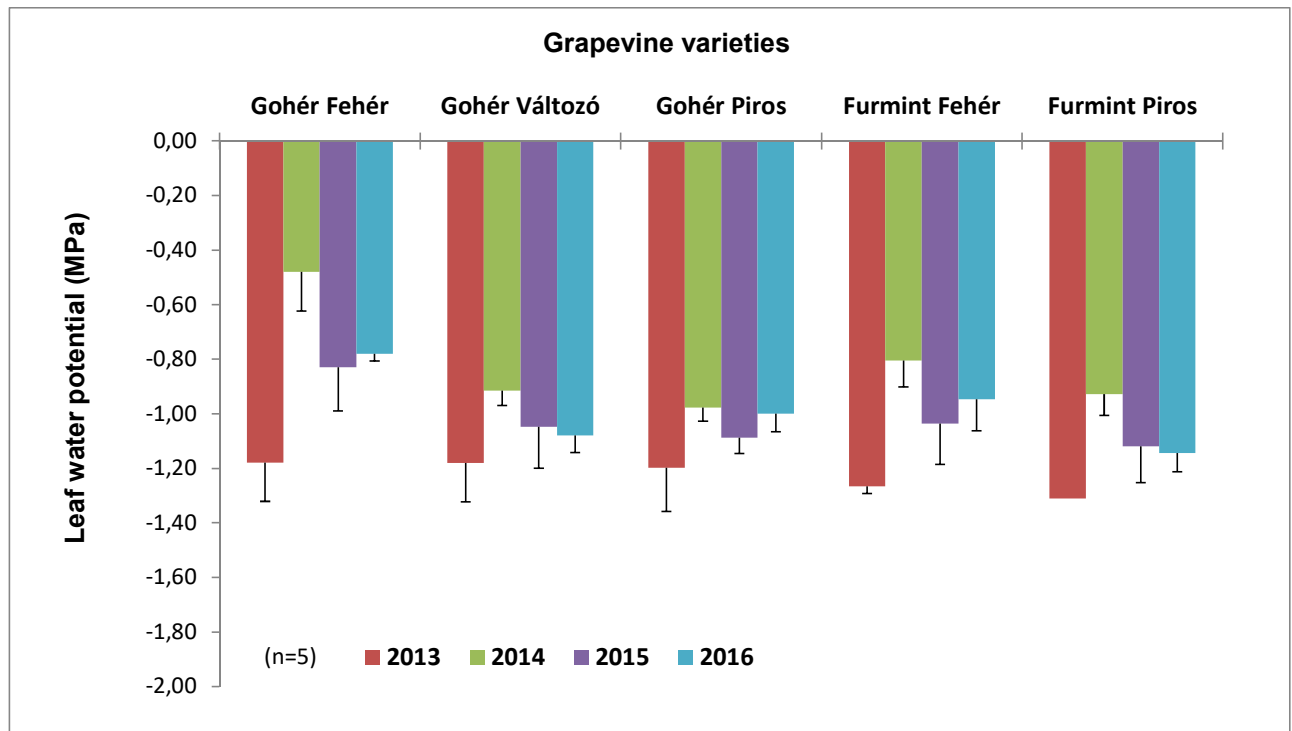
Az, hogy a MybA1 és MybA2 gének a bogyóhéj polifenol tartalmának szabályozása mellett milyen közvetlen vagy közvetett szerepet töltenek be a levelek polifenol tartalmának szabályozásában, még további kutatásokat igényel, amire a vizsgált konkulták kiváló lehetőséget nyújtanak.

4. Vízháztartás – szárazság stressz viszonyok

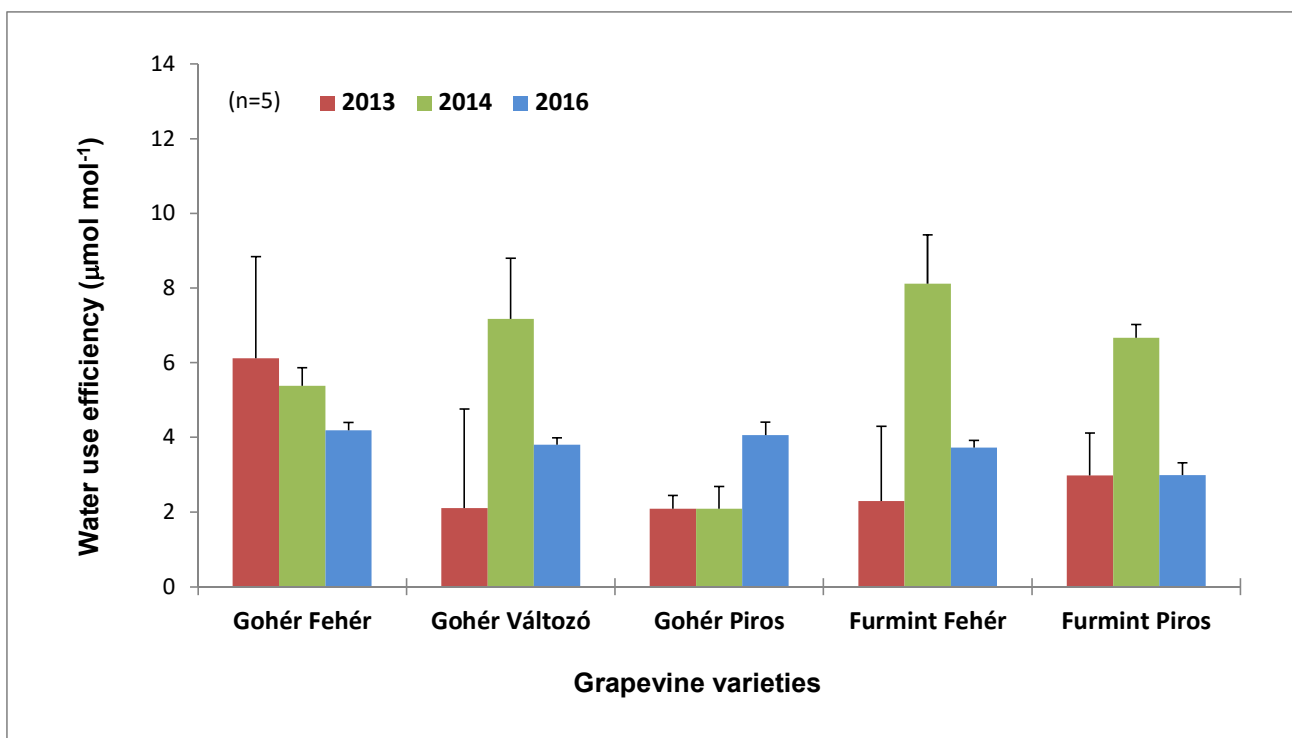
A kísérletben szereplő szőlőfajták fényadaptációs válaszait az évjáratokra jellemző szárazság stressz viszonyok is erősen befolyásolhatják. Ebből kiindulva megvizsgáltuk és összehasonlítottuk a Furmint és Gohér fajták vízháztartását a nappali levél vízpotenciálok alapján a különböző évjáratokban (11. ábra). Az eredmények alapján megállapítható, hogy az aszályos évjáratokban (pl. a 2013-as év) a fajták között a vízháztartás szabályozásában szignifikáns különbség nincs.

Ezzel szemben a kedvezően csapadékos évjáratokban a Fehér Gohér fajta esetében tapasztalható pozitív irányú eltérés, ez a színváltozat egyértelműen kevésbé negatívabb levél vízpotenciál értékekkel jellemezhető az évjáratok összesítésében. A többi fajta esetében nem tapasztaltunk jelentős eltéréseket a kedvező vízellátottságú évjáratokban sem (pl. 2016-os év). Az aktuális vízállapotokat jelző levél vízpotenciál értékek összehasonlításával kapott eredményeket megerősítették a vízhasznosulási együttható (WUE) értékében talált eltérések.

A WUE egy további, szintén a vízháztartás jellemzésére alkalmas indikátor, amely megmutatja, hogy egységnyi asszimiláta előállításához mennyi vizet használ fel a növény az adott levélminta alapján. Az aszályos évjáratokban a Gohér Fehér fajtánál határoztuk meg a legmagasabb, kedvező WUE értékeket a többi fajtához hasonlítva (12. ábra). A Gohér Fehér fajta esetében még azt is ki kell emelnünk, hogy az évjáratok közötti ingadozások a WUE értékben lényegesen kisebbek voltak, mint a többi fajtánál, amely stabilabb vízháztartás szabályozásra és jobb szárazsággal szembeni akklimatizációs képességre utalhat. A többi fajtánál az évjáratok közötti ingadozás jelentősebb. Érdekes megfigyelés volt a fajták szárazságtűrő képességének vizsgálata szempontjából, hogy a Furmint Fehér és Furmint Piros fajták hasonló eltéréseket mutattak a WUE értékekben az egyes évjáratok között (12. ábra). A Furmint és Gohér fajtacsoport közötti különbség a vizsgálati évek eredményei alapján egyértelműen megállapítható. A négy évjárat adataiból kitűnik, hogy a vizsgált fajták közül a Furmint Piros rendelkezik a legkedvezőtlenebb vízháztartással, feltételezhetően a gyengébb szárazságtűrő képességéből adódóan, illetve a Furmint fajtacsoport szárazság tűrőképessége gyengébb a Gohér fajtához viszonyítva.



11. ábra: A vizsgált szőlőfajták (Gohér Fehér, Gohér Változó, Gohér Piros, Furmint Fehér, Furmint Piros) nappali levélvízpotenciál értékei a második mintavételi időpontokban (zsendülés fenofázis alatt) 4 évjárat összehasonlításában (2013-2016 között). Az átlagértékekhez illesztett hibasávok a szórást jelölik.



12. ábra: A vizsgált szőlőfajták (Gohér Fehér, Gohér Változó, Gohér Piros, Furmint Fehér, Furmint Piros) vízhasznosítási együttható (kalkulált paraméter) értékei a második mintavételi időpontokban (zsendülés fenofázis alatt) 3 évjárat összehasonlításában (2013-2016 között). Az átlagértékekhez illesztett hibasávok a szórást jelölik.

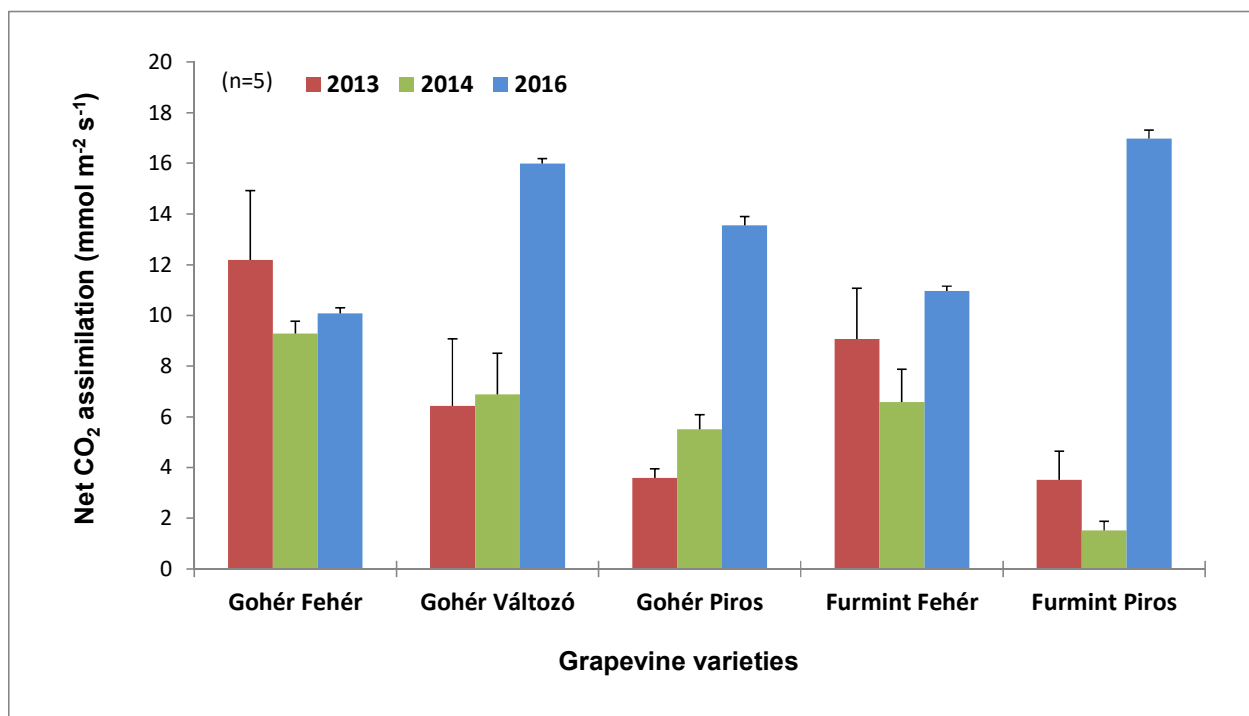
A levelek fotoszintetikus teljesítménye - nettó CO₂ asszimilációs ráta

A kísérletben szereplő fajták fotoszintetikus teljesítményét a levél gázcsere analízissel, a nettó CO₂ asszimilációs ráta meghatározása alapján jellemeztük 3 évjáratban (2013, 2014 és 2016). A 2015-ös évjáratból a zsendülés fenofázisra vonatkozó adatokkal nem rendelkezünk a mérőműszer meghibásodás és szervizelése miatt (lásd 2015. évi részbeszámoló).

A fajták között szignifikáns különbség volt a fotoszintetikus ráta alapján az évjáratok összehasonlításában. Az évjáratok között 2016-ban tapasztaltuk minden fajta esetében a legmagasabb fotoszintetikus ráta értékeket, amelyek az optimális vízellátottság és az átlagos levegő hőmérséklet miatt alakulhattak ki (13. ábra). Az előző évjáratokhoz képest kiemelkedő eltérés volt, hogy a legmagasabb értékeket a Furmint Piros fajtánál mértük, amely fajtát az eddigi vizsgálatok alapján gyenge szárazságtűrő képességű típusként jellemeztünk.

Az összesített eredmények alapján megállapítható, hogy a fotoszintetikus ráta értékének évjáratok közötti eltéréseiben a Gohér Fehér fajtánál volt a legkisebb ingadozás. A fajta még az aszályos évjáratokban is jó fotoszintetikus teljesítményt mutatott (13. ábra). A fotoszintézist jellemző eredmények összhangban vannak a Gohér Fehér fajta esetében kimutatott vízháztartás szabályozás stabilitásával a különböző évjáratok között.

A többéves vizsgálati eredmények alapján egyértelműen arra következtethetünk, hogy a vizsgált fajták közül a Furmint Piros a leggyengébb szárazság tűrőképességű típus. Jelenleg még részletesen nem ismerjük, hogy vajon mi állhat a háttérben a Furmint conculta-n belül megjelenő, az akklimatizációs tulajdonságokat érintő különbségeknek.



13. ábra: A vizsgált szőlőfajták (Gohér Fehér, Gohér Változó, Gohér Piros, Furmint Fehér, Furmint Piros) nettó CO₂ asszimilációs értékei (fotoszintetikus ráta) a második mintavételi időpontokban (zsendülés fenofázis alatt) 4 évjárat összehasonlításában (2013-2016 között). Az átlagértékekhez illesztett hibasávok a szórást jelölik.

Az évjáratok összehasonlítása során egyértelmű eltérés volt az aszályos és kedvező vízellátottságú évek között. Az aszályos évjáratokban minden fajta esetében a nettó CO₂ asszimiláció mértéke főként a sztomatikus szabályozástól (sztómák zárása vízhiány miatt) függött. A sztómamozgást alapvetően befolyásolja a levegő relatív páratartalma, ezért a fotoszintetikus teljesítmény és a levegő relatív páratartalma közötti lineáris korreláció szignifikáns ($R^2=0,6372$).

Csapadékos időjárás esetén, a szőlőtőkék számára kedvező vízállapotokat eredményező vegetációs periódusban (2016-ban), az előző évjáratokban leírt szoros korrelációt a nettó CO₂ asszimiláció és a relatív páratartalom között csak alacsonyabb R^2 -értékkel (0,1341) lehetett jellemezni.

Konklúzió

Az évjáratok összehasonlító analízise egyértelműen megmutatta, hogy a Furmint fajtacsoport szárazság tűrőképessége és vízgazdálkodása gyengébb a Gohér fajtához viszonyítva. Ugyanakkor mindkét konkulta csoporton belül a Fehér fajták mutatták a stabilabb vízháztartási értékeket és a stabilabb fotoszintetikus ráta értékeket, ami a jobb szárazsággal szembeni akklimatizációs képességre utalhat. A fényakklimatizációs folyamatok során a fehér fajták nagyobb anatómiai plaszticitást mutatnak, míg a piros és változó fajták polifenol tartalma magasabb. UV hiányában mindegyik fajta levelei kisebb mennyiségben tartalmaztak flavonoidokat és antioxidáns kapacitásuk is alacsonyabb volt. UV hatására a leggyorsabb akklimatizációt a Fehér Gohér mutatta. Bár a klorofill tartalom az UV hatására csökkent, a fotoszintézisbeli különbségek alapvetően a fajták közti különbségek miatt voltak. Ez

elsősorban a Változó Gohér alacsonyabb fotoszintézis hozamában mutatkozik meg, ami magasabb fotokémiai kioltással jár együtt.

Megállapítható tehát, hogy a genetikailag közeli rokon konkulták nem csak a bogyó színében térnek el, hanem a levelek polifenol tartalmában és antioxidáns kapacitásában, illetve a vízháztartás szabályozásában is. Ezek az eltérések erősen kihatnak a növények fényakklimatizációs folyamataira. A konkulták így lehetőséget nyújtanak ezen folyamatok genetikai hátterének feltárására szőlőben.

Irodalom

- Jansen MAK, Hectors K, O'Brien NM, Guisez Y, Potters G. (2008) Plant stress and human health; do human consumers benefit from UV-B acclimated crops? *Plant Sci.* 175, 449-458.
- Ballaré CL, Caldwell MM, Flint SD, Robinson SA and Bornman JF (2011) Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 10, 226-241.
- Azuma, S. Kobayashi, H. Yakushiji, M. Yamada, N. Mitani, A. Sato (2007) *VvmybA1* genotype determines grape skin color, *Vitis* 46 (3) 154–155.
- Walker, AR, E. Lee, J. Bogs, D.A.J. McDavid, M.R. Thomas, S.P. Robinson (2007) White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes, *Plant J.* 49 (5) 772–785.
- Kerekes A., De Lorenzis, G., Szőke A., Kiss E. and Failla O. (2015) Analysis of *VvMybA1* and *VvMybA2* genes in grape bud sports. *Vitis* 54 (Special Issue), 45–48.

PUBLIKÁCIÓK

A pályázat indulásakor a PTE által szervezett konferenciasorozat (Mandulavirágzási Tudományos Napok 2012) egyik napjaként a téma jelentőségét bemutató konferenciát szerveztünk „*Hasznos növényi molekulák az emberiség szolgálatában: a szőlőnövénytől a borospohárig*” címmel. Erről egy elektronikus konferenciakötet jelent meg (ISBN:978-963-642-463-3).

A projekt disszeminációja céljából 2 ismeretterjesztő cikket írtunk:

1. Jakab Gábor, Hideg Éva: Mitől függ a szőlő polifenol-tartalma?: A színváltó Gohér vattatása, ÉLET ÉS TUDOMÁNY (ISSN: 0013-6077) 68: (43) pp. 1360-1362., 2013.
2. Hideg Éva, Jakab Gábor: Átírt ismeretek: új megvilágításban az ultraibolya fény, TERMÉSZETBÚVÁR 69:(1) pp. 12-16., 2014.

Az eredményeket számos hazai és nemzetközi konferencián bemutattuk:

1. 2nd Annual Meeting of UV4Growth COST-Action FA0906 Mikulov, Czech Republic, 2013 április 14-16.

Csepregi, K., Kocsis, M., Hideg, É (2013) A comparative study of photometric assays measuring total phenol and flavonoid content. Application to grapevine leaf studies.

2. II. Interdiszciplináris Doktorandusz Konferencia 2013/II. Interdisciplinary Doctoral Conference 2013, Pécs, University of Pécs, 15-17 May, 2013.

a) Végh B. É, Jakab G. (2013): Mitől piros a kékszőlő? A polifenolos vegyületek bioszintézisének szabályozása szőlőben. (Why is red the blue grape? The regulation of the biosynthesis of polyphenolic compounds in grapevine) (Poszter)

b) Csepregi, K.; Kocsis, M.; Hideg, É. Grapevine leaf phenolic compounds in various roles. (Poszter)

3. Final Network Meeting of COST Action FA0906 - UV4growth, Bled, Szlovénia, 30 March-2 April, 2014.

a) Csepregi, K.; Czégény, Gy.; Hideg, É. Changes in grapevine leaf phenolics and antioxidants in response to a decrease in solar UV – in situ experiments with UV filters in the vineyard. (Poszter)

b) Végh B É, Mátai A, Csepregi K, Czégény Gy, Teszlák P, Hideg É, Jakab G Coordinated regulation of the flavonoid biosynthesis by UV-B radiation in an autochthonous grapevine cultivar. (Poszter)

c) SCHREINER M, HANSCHEN F, HAUSER M T, HIDEG É, KOCSIS M, MARTINEZ ABAIGAR J, MEWIS I, NEUGART S, O'BRIEN N, RANIERI A, ROHN S, SCHÖDL-HUMMEL K, WINKLER J B, ZRENNER R, JANSEN M A K. UV-B – an essential regulator of the secondary plant metabolism. (Előadás)

4. III. Interdiszciplináris Doktorandusz Konferencia, Pécs, 2014, ápr. 15-17.

Csepregi Kristóf, Czégény Gyula, Kocsis Marianna, Jakab Gábor, Hideg Éva. A napfény ultraibolya sugárzásának hatása szőlőlevelek másodlagos anyagcseretermékeire – különös tekintettel a flavonoidokra. (Előadás)

5. 11th Congress of the Hungarian Society of Plant Biology, Szeged, Hungary, 27-29 August, 2014

- a) Végh B É, Sass L, Hideg É, Jakab G (2014): Factors determining grape berry colours. Biochemical and genetical studies on autochthonous grapevine varieties. (Előadás)
- b) Csepregi, K.; Neugart, S.; Czégény, Gy.; Kocsis, M.; Jakab, G.; Hideg, É. In vivo and in vitro research of flavonoids in grapevine leaves. (Előadás)
- c) Kocsis M, Papp N, Abranko L, Csepregi K, Radványi L, Pour Nikfardjam M, Hideg É, Jakab G. Changes in grapevine leaf anatomy and polyphenolic composition during adaptive responses to different solar irradiation. (Poszter)

6. Magyar Biológiai Társaság Pécsi Csoportja, Pécs, 2014. november 13.

Végh B É, Sass L, Hideg É, Jakab G (2014): A szőlőbogyó színét meghatározó faktorok és genetikai hátterük vizsgálata hazai concultákon. (Előadás)

7. Magyar Növénybiológiai Társaság: Fiatal Növénybiológusok Előadásai, Pécs, 2015. február 6.

Végh Brigitta Éva, Teszlák Péter, Czégény Gyula, Csepregi Kristóf, Hideg Éva, Jakab Gábor. Az élet UV nélkül az olaszrizling szemszögéből. (Előadás)

8. 19th International Meeting of Viticulture GiESCO, Montpellier, Franciaország, 2015. 05.31-06.05.

Marianna KOCSIS, Kristóf CSEPREGI, Éva HIDEG, Nóra PAPP, László ABRANKÓ, Péter TESZLÁK, Gábor JAKAB. PHENOLIC PROFILE AND ANTIOXIDANT CAPACITY OF LEAVES, BERRY SKINS AND SEEDS OF GOHÉR WHITE (VITIS VINIFERA L.)

9. Szőlőtermesztési és Borászati Tudományos Konferencia, Budapest, Magyar Tudományos Akadémia, 2015. június 30.

- a) Végh B É, Máta A, Csepregi K, Czégény Gy, Teszlák P, Hideg É, Jakab G (2015): A flavonoid bioszintézis UV-B sugárzással koordinált szabályozása egy őshonos szőlő kultúrában. (Poszter)
- b) Csepregi, K.; Kőrösi, L.; Kocsis, M.; Lauferné K.M.; Jakab, G.; Hideg, É. Flavonoid és fenol vegyület tartalom mérő eljárások összehasonlító vizsgálata és alkalmazásuk szőlőlevelekben. (Poszter)
- c) Csikászné Krizsics Anna, Máta Anikó, Nagy Ágnes, Kovács Sándor, Végh Brigitta, Werner János, Jakab Gábor: BABA (β -aminovajsav) által indukált szürkerothadás és vírusfertőzés elleni védelem szőlőben. (Poszter)

10. 16th Congress of the European Society for Photobiology, Aveiro, Portugal, August 31-September 4, 2015

- a) Végh B É, Teszlák P, Sass L, Hideg É, Jakab G (2015): Investigating an unusual colour development in grape berry skins of 'Gohér' vine. (Poszter)
- b) Anikó Máta, Gyula Czégény, Éva Hideg: Detecting hydrogen peroxide in tobacco leaves responding to light stress. (Poszter)

11. 1st Network Meeting of UV4Plants, International Association for Plant UV Research Helye, ideje: Pécs, Hungary, 30-31 May, 2016

- a) Végh B.É, Teszlák P, Czégény Gy, Csepregi K, Máta A, Hideg É, Jakab G (2016): Total exclusion of solar UV down-regulates the early steps of flavonoid biosynthesis and changes non-photochemical quenching in Vitis vinifera cv. Olaszrizling leaves. (Poszter)
- b) Csepregi, K.; Kőrösi, L.; Hideg, É.; Jakab, G. The role of various leaf polyphenol groups in sunlight acclimation of grapevine. (Poszter)

12. Plant Biology Europe EPSO/FESPB 2016 Congress, Prague, Czech Republic, 26-30 June, 2016.

- a) Végh B É, Teszlák P, Czégény Gy, Csepregi K, Mátai A, Hideg É, Jakab G (2016): Dissecting the UV-dependent and -independent acclimation responses in grapevine. (Poszter)
- b) Anikó Mátai, Péter Teszlák, Éva Hideg, Gábor Jakab: Physiological Changes in Field Grown Grapevine Leaves Infected by “Bois noir” Phytoplasma. (Poszter)
- c) Marianna Kocsis, Lilla Radványi, Péter Teszlák, Éva Hideg, Gábor Jakab. Acclimative responses of grapevine leaves (*Vitis vinifera* var. Furmint) to varying sunlight conditions. (Poszter)

Eddig 8 tudományos folyóiratcikk jelent meg, összesített IF: 20,451.

1. Szalontai B, Stranczinger S, Palfalvi G, Mauch-Mani B, Jakab G. (2012) The taxon specific paralogs of grapevine PRLIP genes are highly induced upon powdery mildew infection, *Journal of Plant Physiology* 169 (17): 1767-1775.
2. Csepregi K, Kocsis M, Hideg É. (2013) On the spectrophotometric determination of total phenolic and flavonoid contents., *Acta Biologica Hungarica* 64 (4): 500-509.
3. Fischer BB, Hideg É, Krieger-Liszkay A. (2013) Production, detection and signaling of singlet oxygen in photosynthetic organisms, *Antioxidants & Redox Signaling* 18: doi:10.1089/ars.2012.5124.
4. Csikászné Krizsics Anna, Mátai Anikó, Nagy Ágnes, Kovács Sándor, Végh Brigitta Éva, Werner János, Jakab Gábor (2014) Indukált rezisztencia alkalmazása a szőlő szürkerothadás és vírusfertőzés okozta kártétele mérséklésére, *GEORGICON FOR AGRICULTURE* 19: (1) 73-77.
5. Marianna Kocsis, László Abrankó, Ferhan Ayaydin, Kristóf Csepregi, Nóra Papp, Péter Teszlák, Gábor Jakab (2015) Main Leaf Polyphenolic Components of Berry Color Variant Grapevines and Their Acclimative Responses to Sunlight Exposure, *APPLIED SCIENCES* 5: (4) 1955-1969.
6. Csepregi K, Neugart S, Schreiner M, Hideg É. (2016) Comparative evaluation of total antioxidant capacities of plant polyphenols, *MOLECULES* 21:(2) Paper 208. 16 p.
7. Del-Castillo-Alonso María Ángeles, Castagna Antonella, Csepregi Kristóf, Hideg Éva, Jakab Gabor, Jansen Marcel A K, Jug Tjaša, Llorens Laura, Mátai Anikó, Martínez-Lüscher Johann, Monforte Laura, Neugart Susanne, Olejnickova Julie, Ranieri Annamaria, Schödl-Hummel Katharina, Schreiner Monika, Soriano Gonzalo, Teszlák Péter, Tittmann Susanne, Urban Otmar, Verdager Dolors, Zipoli Gaetano, Martínez-Abaigar Javier, Núñez-Olivera Encarnación (2016) Environmental Factors Correlated with the Metabolite Profile of *Vitis vinifera* cv. Pinot Noir Berry Skins along a European Latitudinal Gradient, *J AGR FOOD CHEM* 64: (46) 8722-8734.
8. Marianna Kocsis, Ferhan Ayaydin, László Kőrösi, Péter Teszlák, Lilla Radványi, Gábor Jakab, Éva Hideg (2017) Contrasting acclimation mechanisms of berry color variant grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L. cv. Furmint) to natural sunlight conditions., *Acta Physiologiae Plantarum* (in press).

További készülő publikációk:

1. Castagna, Antonella; Csepregi, Kristóf; Neugart, Susanne; Zipoli, Gaetano; Večeřová, Kristýna; Jakab, Gábor; Jug, Tjaša; Llorens, Laura; Martínez-Abaigar, Javier; Martínez-Lüscher, Johann; NÅÅÅez-Olivera, Encarnación; Ranieri, Annamaria; Schoedl-Hummel, Katharina; Schreiner, Monika; Teszlák, Péter; Tittmann, Susanne; Verdaguer, Dolors; Urban, Otmar; Jansen, Marcel A.K.; Hideg, Éva: Environmental plasticity of Pinot noir grapevine leaves; a trans-European study of morphological and biochemical changes along a 1500 km latitudinal climatic gradient. (kézirat benyújtva, elbírálás alatt)
2. Végh B.É, Teszlák P, Czégény Gy, Csepregi K, Mátai A, Hideg É, Jakab G.: Total exclusion of solar UV down-regulates the early steps of flavonoid biosynthesis and changes non-photochemical quenching in *Vitis vinifera* cv. Olaszrizling leaves. (készülő kézirat)
3. Végh B É, Teszlák P, Sass L, Hideg É, Jakab G.: Investigating an unusual colour development in grape berry skins of 'Gohér' vine. (készülő kézirat)
4. Végh B É, Teszlák P, Czégény Gy, Csepregi K, Mátai A, Kőrösi L., Hideg É, Jakab G.: Dissecting the UV-dependent and -independent acclimation responses in grapevine. (készülő kézirat)